动 物 学 研 究 2006，Oct. 27（5）：519－524 CN 53－1040/Q ISSN 0254－5853
Zoological Research

白符𧊕胚胎发育的形态观察（弹尾纲：等节𧊕科）

高 艳，卜 云，栾云霞*，尹文英
（中国科学院上海生命科学研究院 植物生理生态研究所，上海 200032）

摘要：对白符𧊕（*Folsomia candida*）胚胎发育全过程进行显微观察，记述了白符𧊕从卵裂、囊胚期、原肠期、组织分化期、孵化前期等不同发育阶段的形态变化和发育过程。其结果表明，白符𧊕卵为聚产，形成大小不等的卵块，卵初产时为乳白色，卵壳表面覆盖有细密的颗粒状突起，直径为 110—126 μm。随着白符𧊕发育的进行，胚膜直径增大到 180—185 μm，其卵裂方式为完全均等卵裂，整个胚胎发育历期 7—10 d。

关键词：白符𧊕；胚胎发育；弹尾纲
中图分类号：Q969.140.4 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853（2006）05－0519－06

Preliminary Observation of the Embryonic Development of *Folsomia candida*（Collembola：Isotomidae）

GAO Yan，BU Yun，LUAN Yun-xia*，YIN Wen-ying
(*Institute of Plant Physiology and Ecology*，*Shanghai Institutes for Biological Sciences*，*the Chinese Academy of Sciences*，*Shanghai* 200032，*China*)

Abstract：Embryonic development of *Folsomia candida* was investigated by light microscope. The morphological changes and developmental course of cleavage，blastula，gastrula，tissue differentiation and the stage before hatching were observed. The results indicated that the eggs of *F. candida* were laid together in small patches. The fresh eggs were milk white in color and had a diameter of 110－126 μm. The surface of the egg shells were covered with fine granules. At the end of the embryonic development，the diameter of embryo membranes reached to 180－185 μm. The cleavage form of *F. candida* is holoblastic. The whole embryo development of *F. candida* spans 7－10 days.

Key words：*Folsomia candida*；Embryonic development；Collembola

弹尾纲（Collembola），俗称跳虫，是土壤中最丰富的节肢动物之一。截至 2006 年 2 月，已经报道全世界有 7724 种（http://www.collembola.org）。Hopkin（1997，1998）的研究表明，弹尾纲是低等六足动物的一个单系群，也是土壤中必不可少的生态要素。近年来，跳虫在六足动物起源、土壤物质循环、土壤毒理的环境质量评价等方面的重要性日益凸现，这就更需要深入了解这类动物的生活习性、生活史、生命周期、外部形态和内部结构等生物学特征。

早在 1875 年，Uljanin 报道了一种跳虫的胚胎发育。Philiptschenko（1912）对一种等节𧊕（*Isotoma cinerea*）的胚胎发育进行了初步观察。随后，陆续有愈腹亚目和节腹亚目个别种类胚胎发育的零星报道（Jura，1965，1972；Garaudy-Tamarelle，1970，1971）。然而，由于跳虫饲养、材料获取和显微技术的限制，跳虫胚胎发育研究的进展相当缓慢，直到 1987 年才有一篇比较完善的有关鳞跳科（Tomoceridae）跳虫胚胎发育的研究报道（Uemiya & Ando，1987）。迄今为止，跳虫相关的研究仅局限于个别种类的卵巢结构和卵子发生等方面（Biliński，1994），对它整个胚胎发育过程的外部形态观察十分欠缺。

白符𧊕（*Folsomia candida* Willem，1902）属

* 收稿日期：2006－05－11；接受日期：2006－08－03
基金项目：国家自然科学基金资助项目（30570210，30370169）；中科院院长基金和中科院植生所探索性课题
* 通讯作者（Corresponding author），E-mail：yxluan@sibs.ac.cn

等节蛛科（Isotomidae），分布广泛，易于饲养，已经作为弹尾纲和节肢动物的代表物种应用于各方面的研究（Fountain & Hopkin，2005）。白符蛛生命周期、生活史、个体发育历程等部分生物学特性已经比较清楚，然而对其胚胎发育全过程的研究国内外尚未见文献报道。本文对白符蛛产卵到幼虫孵化的整个胚胎发育过程的外部形态特征变化进行了细致观察和描述，以期为跳虫和其他低等六足动物、甲壳动物、高等昆虫等的胚胎发育的比较研究以及节肢动物的系统进化和土壤毒理检测等研究提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材 料

白符蛛（*Folsomia candida*）采集于上海植物园，并在实验室内饲养繁殖。

1.2 方 法

1.2.1 室内饲养方法 采用无菌培养皿和石膏—活性炭（9∶1 混合物）的培养基质（Krogh，1995），以面包酵母喂养白符蛛，并置于 21 ℃和 65%湿度的恒温恒湿培养箱中。每两天添加 0.02 g 面包酵母和 1 mL 蒸馏水。

1.2.2 观察方法 取若干成虫置于新的培养皿中，21 ℃培养箱中饲养，每 30 min 观察一次。待培养皿中出现卵块时移走成虫，记录产卵时间，持续培养并定时观察。

每次选取大卵块的跳虫卵 10 枚置于载玻片上的改良生理盐水（终浓度为 0.7% NaCl 和 0.1% NaClO）中，盖上盖玻片，在 Nikon E600 相差显微镜下观察，记录特征变化、测量胚胎大小并用数码相机拍照。在产卵后 24 h 内，每一小时取卵观察一次；在 24—72 h 内，每 6 h 取卵观察一次；72 h 后，每 12 h 取卵观察一次，直到幼虫孵出。

2 结果与分析

2.1 产卵和卵的形态

白符蛛卵为聚产，形成大小不同的卵块，卵与卵之间以胶状物互相连接。卵初产时直径为 110—126 μm，乳白色，在空气中很快变为黄褐色。卵壳表面均匀分布有细密的颗粒状突起。卵内卵黄多，分布均匀，显微镜下可见卵内细密的卵黄颗粒（图 1：1）。

2.2 卵裂期

21 ℃下，白符蛛卵在产出后 2—3 h 开始卵裂，卵裂方式为完全均等卵裂。第一次卵裂产生完全相等的两个卵裂球，其分裂沟清晰可见（图 1：2）；

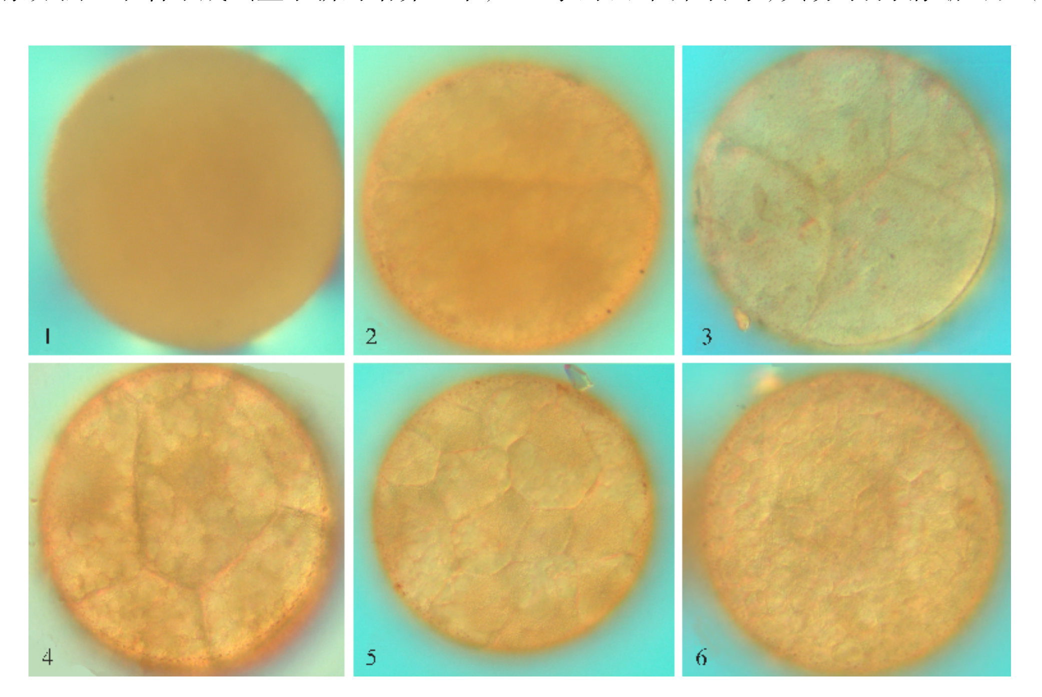


图 1 白符蛛卵裂期和囊胚期

Fig. 1 Cleavage and blastula of *Folsomia candida*

1：卵（Egg）；2：第一次细胞分裂（First cell division）；3：四细胞期（4-cell stage）；4：八细胞期（8-cell stage）；5：32 细胞期（32-cell stage）；6：囊胚期（Blastula stage）。

第二次卵裂卵分为相等的 4 个卵裂球，分裂沟清晰（图 1：3）；5 h 左右，第三次卵裂完成，卵分为 8 个卵裂球（图 1：4）；随着卵裂的进行，分裂细胞变得更多更小，胚胎进入囊胚期（图 1：5，6）。此阶段卵的大小基本不变，直径仍为 110—126 μm（图 1：2—6）。

2.3　囊胚期

白符跳卵产出约 24 h 后，胚胎发育进入囊胚期，卵直径增大为 130—135 μm。此时卵裂速度加快，分裂细胞更加细密。光镜下观察为多边形，均匀分布于卵表面，形成囊胚层，囊胚腔内为卵黄颗粒填充（图 1：6），此阶段持续一天左右。

2.4　原肠胚期

白符跳卵产出 42 h 后，卵直径为 135—140 μm。卵内胚区开始内陷，胚胎前端的细胞密集区域逐渐开始出现肢芽状突起，形成貌似三角形胚带的原肠胚（图 2：1）。

2.5　组织分化前期

白符跳卵产出 72 h 后，胚胎进入组织分化前期。胚胎的体积稍有增大，胚膜直径为 150—158 μm，卵壳裂为两半，胚胎翻转过程开始。起初，大颚、小颚和触角等原器官突起出现；附肢和触角粗短，清晰可见，但没有分节；胚胎背面为卵黄颗粒所覆盖，背部器官明显。随后，随着组织分化的进行，胚体翻转趋于完善，头部器官原基消失，胸部分节和胸部附肢发育加快，附肢进一步延长，但仍然不分节或仅见微弱的分节（图 2：2—3）。

2.6　组织分化中后期

白符跳卵产出 4 d 后，胚胎进一步增大，胚膜直径增大为 158—177 μm。触角和足逐渐出现分节并进一步伸长（图 3：1—4），弹器出现（图 3：5—6）。在此阶段后期，显微镜下可以观察到胚胎的触角、口器、足和弹器的活动。胚胎背部仍为卵黄覆盖。该阶段持续 2—3 d。

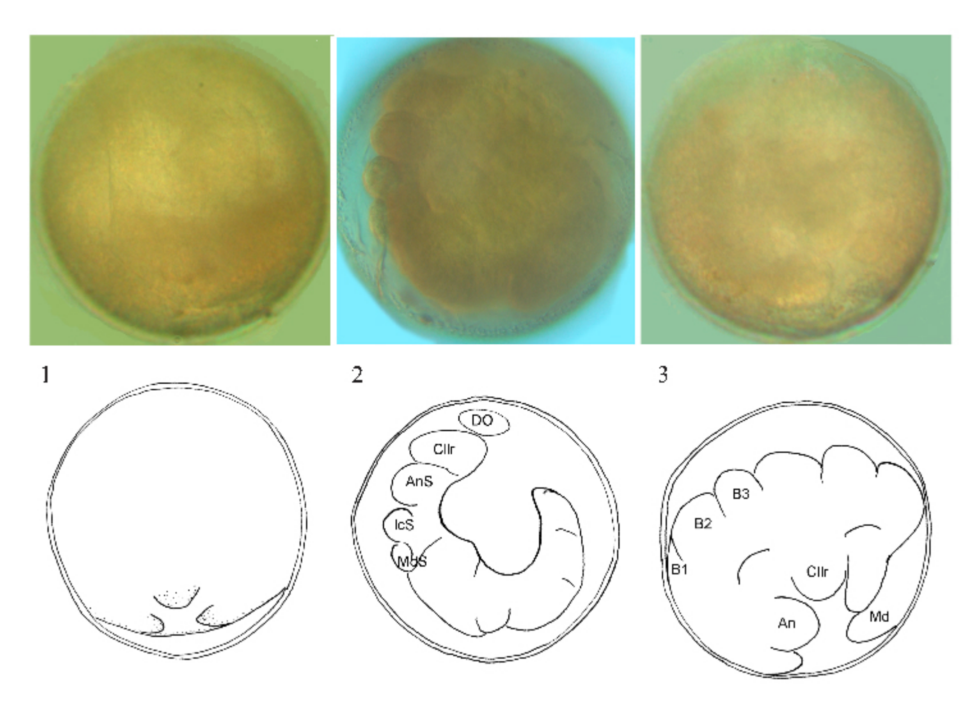


图 2　白符跳原肠胚和组织分化前期

Fig. 2　Gastrula and prophase of the tissue differentiation stage of *Folsomia candida*

1：原肠期（Gastrula stage）；2—3：组织分化前期（Prophase of the tissue differentiation stage）；DO：背部器官（Dorsal organ）；Cllr：原始上唇基（Clypeolabrum）；An：触角（Antenna）；AnS：触角基（Antennal segment）；IcS：中间肢芽（Intercalary segement）；Md：颚（Mandible）；MdS：颚基（Mandibular segement）；B1—3：原始头部突起（Protocephalic bulges）。

2.7　孵化前期

白符跳卵产出 7—9 d，胚胎进入孵化前期，胚膜直径为 180—185 μm。胚胎逐渐出现初生毛序，附肢的活动能力进一步增强，爪及弹器端节角质化，口器活动明显。此时，解剖出的胚胎体节清晰可见，背部仍然覆盖少量的卵黄（图 4：1—3）。

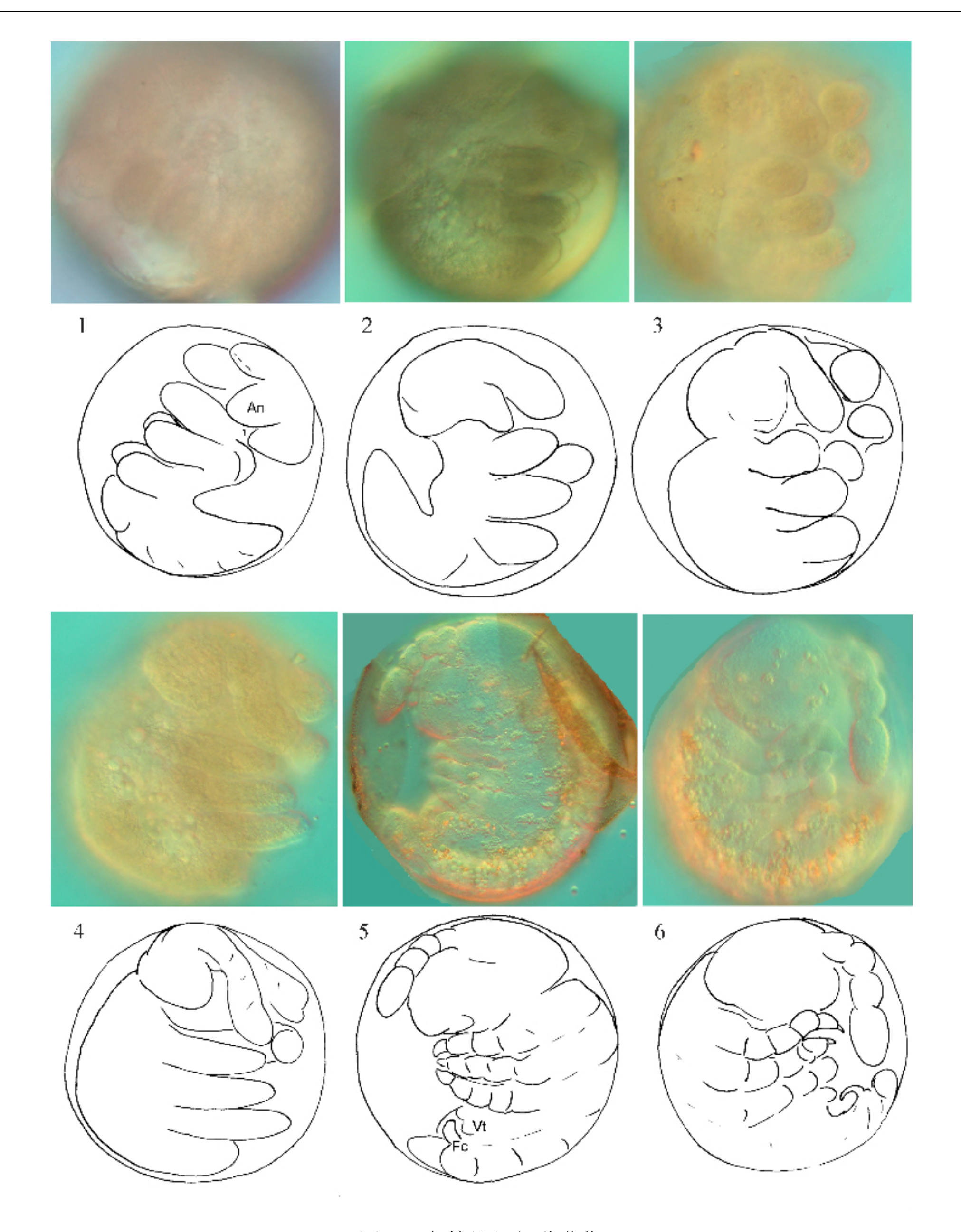


图 3 白符蛛组织分化期

Fig. 3 The tissue differentiation stage of *Folsomia candida*

1—4：组织分化中期（Metaphase of tissue differentiation）；5—6：组织分化后期（Anaphase of tissue differentiation）。An：触角（Antenna）；Fc：弹器（Furca）；Vt：腹管（Ventral tube）。

2.8 孵 化

白符蛛卵产出 8—10 d 后，幼虫开始孵化出壳。孵化时虫体首先剧烈扭动，依靠身体弯曲形成的张力，迅速撑破胚膜。头部、胸部和腹部大部分首先出壳，腹部末端留在卵壳中。随后，虫体拖着卵壳向前爬动，卵壳与胚膜因与地面摩擦而脱落。完全出壳的幼虫活动敏捷，可迅速跑动。初孵化的一龄幼虫白色，身体半透明，虫体长度为 360—440 μm，仅为成虫体长（2.0—2.4 mm）的 1/6 或 1/5（图 4：4）。至此，胚胎发育结束，幼虫进入胚后发育阶段。

3 讨 论

Uemiya 和 Ando（1987）将鳞蛛（*Tomocerus ishibashii*）的胚胎发育划分为 9 个不同的发育阶段：卵裂、囊胚以及原肠胚发育为第一阶段；胚胎出现触角、口器和胸节附肢的初步发育为第二阶段；随后的7个阶段的划分依据是腹节的发育、胚

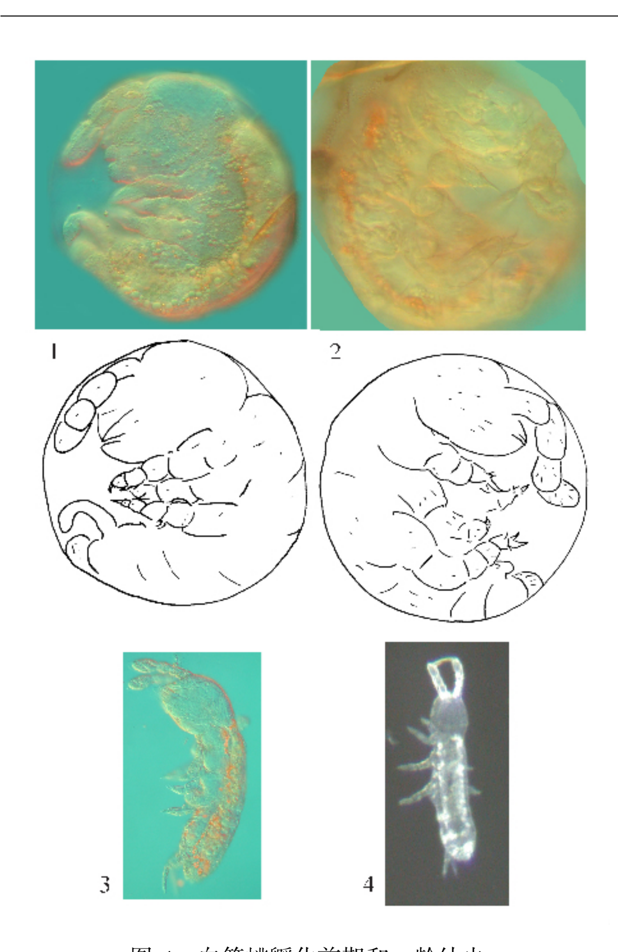


图 4　白符䖴孵化前期和一龄幼虫
Fig. 4　The stage before hatching and first instar larva of *Folsomia candida*
1—2：孵化前期（Stage before hatching）；3：孵化前胚胎（Embryo before hatching）；4：一龄幼虫（First instar larva）。

体转动、触角分节、口器与足节发育、胚胎背部愈合、腹管与弹器发生等阶段性特征的出现。该项研究主要描述了胚胎发育较晚时期的情况，并未详细描述卵裂期等早期胚胎发育。

本研究首次对白符䖴胚胎发育整个时期进行了详尽描述，尤其是详细地观察了其卵裂的全过程。结果表明，白符䖴卵为完全均等卵裂，胚带内陷、器官原基分离和初始肢芽形成、胚体转动、触角与足等附肢分节等外部形态随胚胎发育的进行变化明显。印证了弹尾纲完全均等的卵裂方式，以及以鳞䖴为代表的胚体转动等形态发生。等节䖴和鳞䖴同属于长角跳总科，两者之间胚胎发育过程有较大的相似性，如胚胎发育后期的阶段性特征的出现和 Uemiya & Ando（1987）描述的鳞䖴的胚胎发育过程基本吻合，但鳞䖴在胚胎发育过程中胎膜外部出现针状突出物，而白符䖴中没有出现该结构。

白符䖴胚胎在原肠胚之后的外部形态变化与其他节肢动物的胚胎发育比较相似，特别是双尾虫，如韦氏鳞虮（*Lepidocampa weberi*）等的胚胎发育，在原肠胚之后也经历卵内细长的胚带环绕阶段，宽阔的原头和原躯阶段，附肢和体节发生、胚体转动等不同的发育阶段（Ikeda & Machida, 1998）；但是，将白符䖴的卵裂方式与大多数昆虫的卵裂方式比较发现，白符䖴和大多数昆虫的卵裂方式不同，除去少数少黄卵的昆虫种类，大多数昆虫为表面卵裂，并且一开始就向胚带的方向发展，而白符䖴卵内卵黄较多，卵裂方式为完全均等卵裂，与甲壳纲的罗氏沼虾（*Macrobrachium rosenbergii*）的完全均等卵裂（二细胞、四细胞、八细胞等卵裂期）非常相似（Zhao et al, 1998）。从这一点来看，跳虫的卵裂方式确实与高等昆虫之间有较大差异，而与甲壳动物较为接近。这是否暗示跳虫与甲壳动物具有更近的进化渊源？这需要对其他跳虫类群的胚胎发育以及跳虫与昆虫、甲壳动物等其他节肢动物的系统进化关系进行深入研究后才能断言。

致谢： 本实验室的杨毅明老师辛勤饲养跳虫，为本研究提供白符䖴；吴东辉博士在本文撰写过程中提出大量宝贵意见，在此表示诚挚感谢。

参考文献：

Biliński S. 1994. The Ovary of Entognatha [A]. In: Büning J. The Insect Ovary. Ultrastructure, Previtellogenic Growth and Evolution [M]. London: Chapman & Hall, 7–30.

Fountain MT, Hopkin SP. 2005. Folsomia candida (Collembola): A 'standard' soil arthropod [J]. *Annu Rev Entomol*, **50**: 201–222.

Garaudy-Tamarelle M. 1970. Observations sur la ségrégation de la lignée germinale chez le Collembole *Anurida maritima* Guér. Explication de son charactère intravitellin [J]. *Compte Rendu Acad Sci Paris*, **270**: 1149–1152.

Garaudy-Tamarelle M. 1971. Principale étapes du développment embryonnaire chez le Collembole *Anurida maritima* Guér [J]. *Rev Ecol Biol Sol Fr*, **8**: 159–162.

Hopkin SP. 1997. Biology of the Springtails (Insecta: Insecta: Collembola) [M]. Oxford: Oxford University Press, 330.

Hopkin SP. 1998. Collembola, Collembola: The most abundant insects on earth [J]. *Antenna*, **22**: 117–121.

Ikeda Y, Machida R. 1998. Embryogenesis of the Dipluran. Lepidocampa weberi Oudemans (Hexapoda, Diplura, Cam-. podeidae): External morphology [J]. *J Morphol*, **237**: 101–115.

Jura C. 1965. Embryonic development of *Tetrodontophora bielanensis*

(Waga)(Collembola) from oviposition till germ band for mation stage [J]. *Acta Biol Cracoviensia*: *ser Zool*, **8**: 141 – 157.

Jura C. 1972. Development of Apterygote insects [A]. In: Counce SJ, Waddington CH. Developmental Systems: Insects: Vol. 1 [M]. London: Academic Press, 49 – 94.

Krogh PH. 1995. Does a heterogeneous distribution of food or pesticide affect the outcome of toxicity tests with Collembola [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, **30**: 158 – 163.

Philiptschenko J. 1912. Beiträge zur kenntnis der apterygoten. Ⅲ-Die embryonalentwicklung von isotoma cinerea [J]. *Z Wissensch Zool*, **103**: 519 – 560.

Uemiya H, Ando H. 1987. Embryogenesis of a springtail *Tomocerus ishibashii* (Collembola, Tomoceridae): external morphology [J]. *J Morphol*, **191**: 37 – 48.

Janssens F. 2006. Checklist of the Collembola: Families. Website source: http: //www. collembola. org [EB/OL].

Zhao YL, Wang Q, Du NS, Lai W. 1998. Embryonic development of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Decapoda): Ⅰ. Morphogenesis of external structures of embryo [J]. *Acta Zool Sin*, **44** (3): 249 – 256. [赵云龙, 王 群, 堵南山, 赖 伟. 1998. 罗氏沼虾胚胎发育的研究: Ⅰ. 胚胎外部结构形态发生. 动物学报, **44** (3): 249 – 256.]

本刊编委蒋志刚研究员简介

蒋志刚博士，1957 年生。1993 年在加拿大阿尔伯达大学（University of Alberta）获野生动物生态学与管理博士学位。1995 年入选中国科学院“百人计划”。1996 年入选人事部“百千万工程”，同年，破格晋升研究员。1997 年获得国家杰出青年科学基金和国务院颁发的优秀中青年科技工作者政府津贴。1998 年在英国剑桥大学从事合作研究。2000 年，入选中国科学院创新青年科学家小组。2000 年晋升首席研究员，同年获得杰出青年科学基金延续资助。2001 年在瑞典 Uppsala 大学从事合作研究。2003—2004 年任欧盟“中国生物多样性项目设计组”生物多样性咨询专家。

蒋志刚博士现任中国科学院动物研究所研究员，博士研究生导师，中华人民共和国濒危物种科学委员会（CITES 公约中国科学机构）常务副主任，中国科学院研究生院教授，中国野生动物护协会科技委员会副主任，中国生态学名词审定委员会副主任，世界自然保护联盟/物种存活专家委员会（IUCN/SSC）专家，国际雪豹网络（Snow Leopard Network）理事，DIVERSITA 中国国家委员会委员，中国人与生物圈国家委员会委员，中国科学院生物多样性委员会委员，中国动物学会理事，中国兽类学会理事。《动物学报》、《生物多样性》、《兽类学报》、《生命世界》副主编，《俄罗斯哺乳动物学报》、《国际应用动物学杂志》（IJAZ）、《动物学研究》、《动物学杂志》编委。

蒋志刚博士主要从事野生动物、生物多样性与保护生物学研究，他领导的研究组研究了以普氏原羚、藏原羚、狼、雪豹、棕熊、藏羚为代表的高原哺乳动物类群以及高原生态系统的结构与功能，麋鹿的交配行为、交配制度与遗传管理，中国阔叶林带哺乳动物的多样性与栖息地评价，动物在圈养条件下行为的变异、多样性与适应性，动物繁殖求偶行为的模式与变异、中国鸟兽物种多样性的结构和格局、家庭的能耗模式与人兽冲突。提出了基于 Shannon-Weiner 指数的物种多样性 G-F 指数方法，生物遗传资源的元所有权、衍生所有权和修饰权等概念，探讨了中国自然保护区的面积上限。还为国家修改制定野生动物保护护法、畜牧法和动物传染病防治法提供了科学咨询，从 1999 年起，主持 CITES 公约中国科学机构的日常工作，作为中国全权副代表参加第 11 届、第 12 届、第 13 届国际濒危野生动植物物种贸易公约缔约国大会，参加了公约的科学文件制定和我国有关 CITES 公约的科学事务决策。

蒋志刚博士主持写作或翻译了《中国普氏原羚》、《保护生物学》、《动物行为与物种保护》、*Key Topics in Biodiversity and Its Conservation*、《自然保护野外研究技术》、《生物实验设计与数据分析》《陕西青木川自然保护区的生物多样性研究》等著作。在国内外发表学术论文 150 余篇。先后主持中国科学院、国家重大基础研究规划项目、国家自然科学基金委员会、国家林业局、UNDP/UNEP/GEF 以及 National Geographic Society、IUCN Sir. Peter Scot Fund，Zoological Society for the Conservation of Species and Population 等国内外科研项目 50 余项，获得科技成果 5 项。2000 年获得华为优秀研究生导师奖，2004 年获 IUCN Sir. Peter Scot Fund Award，2006 年获得英国惠特莱基金会惠特莱奖（Whitley Award）。